CARACTERES DIAGNÓSTICOS FOLIARES EN ESPECIES NEOTROPICALES DE *MARATTIA* SW. (MARATTIACEAE–PTERIDOPHYTA)[1]

María del Carmen Lavalle[2]

Resumen

Se estudiaron comparativamente distintos caracteres de la morfología foliar en las siete especies neotropicales del género *Marattia* Sw.: *M. alata* Sw., *M. cicutifolia* Kaulf., *M. excavata* Underw., *M. interposita* Christ, *M. laevis* Sm., *M. laxa* Kunze y *M. weinmanniifolia* Liebm. con el fin de analizar su valor diagnóstico. Los resultados obtenidos se aplican en una clave para la determinación de las especies.

Abstract

This is a study of the comparative foliar morphology carried out in seven neotropical species of the genus *Marattia* Sw.: *M. alata* Sw., *M. cicutifolia* Kaulf., *M. excavata* Underw., *M. interposita* Christ, *M. laevis* Sm., *M. laxa* Kunze, and *M. weinmanniifolia* Liebm., with the purpose of analyzing their diagnostic characters. A key to identify the species is obtained from the results.

Key words: epidermis, indument, *Marattia*, Marattiales, morphology, Neotropical.

El número de familias y géneros incluidos en Marattiales ha variado de acuerdo con los distintos autores y en el transcurso del tiempo (Christensen, 1938; Campbell, 1940; Copeland, 1947; Pichi Sermolli, 1977; Hill & Camus, 1986). En este trabajo se sigue a Rolleri et al. (2003), quienes luego de analizar el valor diagnóstico de numerosos caracteres vegetativos y esporales, adoptaron una sola familia, Marattiaceae Berchtold & C. Presl formada por 5 géneros vivientes. Tres de ellos son paleotropicales: *Angiopteris* Hoffmann, con unas 20 especies (Rolleri, 2002). *Archangiopteris* Christ & Giesenhagen, con 6 a 8 especies (Mengascini, 2002) y *Christensenia* Maxon, con 2 especies y 2 subespecies (Rolleri, 1993); uno es neotropical, *Danaea* J. E. Smith, con 17 especies (Rolleri, 2004); y un género es pantropical, *Marattia* Sw. En relación con *Marattia*, Lavalle (2003) efectuó la primera revisión del género para el neotrópico, delimitando 7 especies: *M. alata* Sw., *M. cicutifolia* Kaulf., *M. excavata* Underw., *M. interposita* Christ, *M. laevis* Sm., *M. laxa* Kunze y *M. weinmanniifolia* Liebm. Si bien no existen revisiones de las especies del paleotrópico, en algunos trabajos recientes se sugiere que habría poco más de 10 (Lavalle, 2003; Rolleri et al., 2003). Rolleri et al. (2001a) analizaron diferentes caracteres foliares en cinco especies paleotropicales y posteriormente Lavalle y Stampella (2004) completaron ese estudio con uno similar de especies endémicas de Hawaii, Nueva Caledonia y Nueva Guinea.

Tanto la familia Marattiaceae como los géneros en ella incluidos carecieron por mucho tiempo de estudios de conjunto prevaleciendo el tratamiento de las especies en floras (Underwood, 1909; Domin, 1929; Selnem, 1967; Stolze, 1976; Proctor, 1985, 1989; Mickel & Beitel, 1988; Lellinger, 1989; Tryon & Stolze, 1989; Camus & Pérez García, 1995; Smith, 1995; Tuomisto & Moran, 2001). Pero también hay trabajos de estudios morfológicos en los que se amplía el conocimiento de las especies con el análisis de los modelos epidérmicos y el indumento (Hill & Camus, 1986; Rolleri et al., 1987, 1991, 2003; Rolleri, 1993, 2002, 2004; Mengascini, 2002), los estomas maratiáceos (Rolleri & Lavalle, 1997) y la naturaleza silícea de los idioblastos epidérmicos (Rolleri et al., 2001b).

De acuerdo a lo presentado por Lavalle (2005) las plantas de *Marattia* tienen esporófitos grandes, de hasta 4–5 m de altura, con rizomas desnudos, subterráneos y erguidos; frondas con gruesos estípites que representan aproximadamente la mitad de la altura total de las frondas; láminas deltoides, monomórficas, 2-pinnadas en *M. cicutifolia* y *M. laxa*, 3–4-pinnadas en el resto de las especies. Las venas son libres, exclusivamente simples, exclusivamente bifur-

[1] Los editores agradecen a Sophia Balcomb su colaboración en la redacción de este manuscrito.

[2] Laboratorio de Estudios de Anatomía Vegetal Evolutiva y Sistemática, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, Calle 64 N° 3, 1900 La Plata, Argentina. mdelclavalle@hotmail.com.

cadas o combinaciones de venas simples con bifurcadas o bifurcadas con geminadas. Las estructuras esporógenas están formadas por sinangios intramarginales a supramediales que producen numerosas esporas monoletes.

En este trabajo se han analizado varios caracteres del esporófito de las especies neotropicales de *Marattia*, con el fin de evaluar su implicancia taxonómica y su valor diagnóstico en la delimitación de las especies. Se tomó la epidermis de las frondas como punto de partida de comparación, ya que ofrece en Marattiaceae rasgos diagnósticos estables en el nivel específico (Rolleri et al., 2003). Estos caracteres podrían relacionarse con otros rasgos de apreciación más sencilla, como los caracteres externos de la lámina, cuya utilización permita una determinación más confiable de las especies.

Aquí se llevó a cabo un estudio de morfología, naturaleza y distribución del indumento de láminas y ejes; epidermis adulta de hipofilos y epifilos; tamaño, densidad y morfología de los estomas adultos; y presencia, agrupación y localización de los idioblastos. Los resultados se compararon con datos previamente conocidos de las especies paleotropicales del género y de otros géneros de Marattiaceae y se aplicaron en la elaboración de una clave para la determinación de las especies.

Materiales y Métodos

materiales

Se utilizó material de los siguientes herbarios: CR, F, FI, GH, IJ, LP, MICH, MO, NY, RB, SI y US, citados de acuerdo con Holmgren et al. (1990). Aquí sólo se cita el correspondiente a las ilustraciones, las citas completas pueden consultarse en Lavalle (2003).

Marattia alata Sw. CUBA. **Oriente:** Crest of Sierra Maestra between Pico Turquino and La Bayamesa, *Morton & Acuna 3760* (GH, NY). JAMAICA. **Morce's Gap:** *Harris 7217* (F, IJ, NY). Blue Mt. Range: windward side of Morce's Gap, *Chrysler 1706* (MICH, NY).

Marattia cicutifolia Kaulf. BRASIL. **Minas Gerais:** Saramentra, Ouro Preto, *Glaziou 20987* (US). **Paraná:** Ipiranga, Serra do Mar, *Dusén 15417* (F, GH, MO, US). **Río de Janeiro:** Tijuca, *Brade 12554* (LP). **Santa Catarina:** Sertaô do Lagoa, *Rohr 1036* (SI, US). **Sâo Paulo:** Serra da Bocaina, *Luederwaldt 20976* (NY).

Marattia excavata Underw. EL SALVADOR. **Chalatenango:** Cerro El Pital, *Seiler 436* (F). GUATEMALA. **Alta Verapaz:** W of San Julián, *Williams et al. 40406* (F). HONDURAS. **Intibucá:** Cordillera Opalaca, bosque nebuloso y húmedo El Duraznillo, *Molina & Molina 14097* (F, NY). NICARAGUA. **Granada:** Volcán Mombacho, east side, near summit above Finca Las Delicias, *Bruce Nelson 7545* (GH).

Marattia interposita Christ. COSTA RICA. **Limón:** Cordillera de Talamanca, Cerro Bitarkara, Reserva Biol. Hitoy Cerece, *Herrera 2489* (CR). GUATEMALA. **Quetzaltenango:** Fuentes Georginas, western slope of Volcán de Zunil, *Standley 67512* (F). PANAMÁ. **Chiriquí:** Humid forest around Los Siguas Camp, *Maxon 5424* (NY, US): Boquete, Bajo Chorro, *Davidson 264* (F).

Marattia laevis Sm. ARGENTINA. **Misiones:** General Belgrano, ruta Nac. 101, Salto Andresito, *Guaglianone et al. 2975* (SI). BRASIL. **Río de Janeiro:** Guanabara, Tijuca, Estrada Vista Chinesa, *Sobrinho 1619* (LP). COLOMBIA. **Cundinamarca:** Sibaté, bosques de San Miguel, *Murillo 437* (F, NY). COSTA RICA. **Heredia:** Volcán Barba, S of the principal peak above Porrosatí, *Lellinger 1709* (F, US). ECUADOR. **Carchi:** Cerro Golondrinas, upper Rio Gualpí watershed, *Boyle & Hibbs 2354* (MO). PERÚ. **Cuzco:** La Convención, *Dudley 10619* (GH, MO). VENEZUELA. **Trujillo:** Boconó, 22 km SE of Boconó, rd. to Guaramacal, *Smith 1505* (MO).

Marattia laxa Kunze. HONDURAS. **Comayagua:** El Portillo, Montaña Comayagua, *Hazlett 2493* (F). MÉXICO. **Veracruz:** Xico, pequeña cañada entre Tonalaco y Oxtlapa, *Cházaro & Hernández 4037* (F, GH, MICH, US). PANAMÁ. **Chiriquí:** Southern slopes of Cerro Horqueta N of Boquete, *Wilbur et al. 13455* (GH, MICH).

Marattia weinmanniifolia Liebm. MÉXICO. **Chiapas:** Tenejapa, Banabil, *Breedlove 21993* (F, MICH, NY). **Jalisco:** Steep mountains 11–12 mi. S of Talpa de Allende, in the headwaters of a west branch of Rio de Talpa, *McVaugh 20393 y 21417* (ambos MO y NY). **Oaxaca:** Totontepec, Mixe, atrás de El Cerro de La Mitra, a 6 km al O de Totontepec, *Ramírez & Ramírez 100* (GH).

métodos

Para analizar el indumento se ablandaron los ejes y láminas con una solución de éter monobutílico del etilenglicol diluida 1:1 en agua.

Para estudiar los modelos epidérmicos, estomas e idioblastos se rehidrataron trozos de lámina, se aclararon con hidróxido de sodio 5% acuoso, y se blanquearon con hipoclorito de sodio comercial diluido 1:1 en agua. Luego se colorearon con safranina–fast green 2% en éter monometílico del etilenglicol según Gurr (1965: 308) y las muestras se montaron en "Canadax Biopur", un medio de montaje artificial estéril.

La densidad de los idioblastos se midió en número de idioblastos/mm^2 de superficie foliar; se consideró, arbitrariamente: densidad baja: 0–10 idioblastos/mm^2; media: 11–20 idioblastos/mm^2; y alta: 21–35 idioblastos/mm^2.

La terminología usada para describir las células epidérmicas es la propuesta por Rolleri y Deferrari (1986); la utilizada para el estoma maratiáceo, de Rolleri y Lavalle (1997); y la aplicada a los estomas adultos, de Wilkinson (1979). Todos los términos pteridológicos están definidos en Lellinger (2002).

Resultados y Discusión

indumento (fig. 1)

El indumento se utilizó como un carácter sistemático en las floras regionales del neotrópico. En

Marattia el indumento es escaso y está representado por dos tipos morfológicos básicos: tricomas (Lellinger, 2002) y protoscamas. Aquí se considera protoscamas a las enaciones epidérmicas paucicelulares o pluricelulares aplanadas, a menudo con lobulaciones irregulares o piliformes. La mayoría de las protoscamas presentes son basifijas y se insertan por medio de 1–2 células cilíndricas o por todas las células de su base; aunque también aparecen protoscamas subpeltadas.

El estípite, el raquis y las costas son casi glabros. Las protoscamas de estos ejes son bastante uniformes en su morfología. Son pluricelulares, caducas, concolores, castañas, lineares o angostamente lanceoladas (Fig. 1I), lanceoladas típicas a lanceoladas anchas (Fig. 1H), elípticas grandes o pequeñas (Fig. 1C, U) u, ocasionalmente, irregulares (Fig. 1B).

En las cóstulas, costúlulas, venas secundarias y láminas se encuentran tricomas y protoscamas fimbriadas con cuerpo paucicelular o pluricelular prolongado en procesos 1–3-seriados cortos o largos. Los tricomas simples 1–2-seriados predominan en *Marattia alata* (Fig. 1J), mientras que los tricomas ramificados con 1–2 brazos generalmente 1-seriados, son característicos de *M. excavata* y *M. interposita* (Fig. 1G, L). Las protoscamas con cuerpos paucicelulares, escasamente ramificadas aparecen en *M. alata* (Fig. 1K), y las muy diversamente ramificadas con el cuerpo prolongado en procesos 1–pluriseriados largos en *M. excavata* (Fig. 1F), *M. interposita* (Fig. 1D), *M. laxa* (Fig. 1S) y *M. weinmanniifolia* (Fig. 1T, V). El indumento de estas especies se completa con protoscamas pluricelulares, lanceoladas angostas (Fig. 1A) o con cuerpo irregular prolongado en procesos irregulares o piliformes (Fig. 1E, Q).

En *Marattia laevis* se encuentran protoscamas 2–3-seriadas con el cuerpo ligeramente curvo y sin ramificar o poco ramificado, que aquí se han designado como acintadas (Fig. 1W, X). Esta especie presenta además acúleos o aguijones (Fig. 1P) que son tricomas pluricelulares epidérmicos, de forma cónica y aguda, no endurecidos ni esclerosados, ubicados espaciadamente en la cara adaxial, sobre costúlulas y venas secundarias (Font Quer, 1982). En *M. cicutifolia* se presentan protoscamas pluricelulares, irregulares, muy características, con cuerpos prolongados en ramificaciones cortas formadas por unas pocas células alargadas (Fig. 1M–O, R).

EPIDERMIS (FIGS. 2, 3)

En las especies neotropicales de *Marattia* las paredes de las células epidérmicas son relativamente delgadas y nunca hay engrosamientos localizados, los que sí están presentes en dos especies paleotropicales, *M. obesa* Christ y *M. silvatica* Blume (Rolleri et al., 2001a). En vista superficial, las epidermis adultas presentan contornos sinuosos, distantes, curvos o angulares de amplitud y profundidad variable y las células tienen aspecto de piezas de rompecabezas.

El ratio celular (relación largo/ancho de las células) es diferente en epifilos e hipofilos. Los epifilos presentan células isodiamétricas (ratio celular 1:1) sólo en *Marattia alata* (Fig. 2E), o células más largas que anchas (ratio celular 1.5–3:1) en el resto de las especies. En los hipofilos se encuentran ratios mayores: desde 2–3:1 (Figs. 2D, F, 3F), hasta 3–6:1 (Figs. 2B, H, 3B, D).

La combinación de los modelos epidérmicos y de los ratios celulares en epifilos e hipofilos es la siguiente:

- Epifilos con ondas angulares de amplitud más bien uniforme y escasa profundidad, y ratio celular 1.5–2:1; hipofilos con ondas curvas irregulares profundas, y ratio celular 3–6:1, en *Marattia cicutifolia* (Fig. 2A, B).
- Epifilos con ondas curvas y subangulares e irregulares, ratio celular 2:1; hipofilos con ondas cuadrangulares o curvas, profundas y ratio celular 2–3:1, en *Marattia excavata* (Fig. 2C, D).
- Epifilos con ondas curvas uniformes y poco profundas, y células isodiamétricas (ratio celular 1:1); hipofilos con ondas curvas irregulares, profundas a muy profundas, y ratio celular 2–3:1, en *Marattia alata* (Fig. 2E, F).
- Epifilos con ondas curvas no uniformes, profundas y someras, y ratio celular 1.5–3:1; hipofilos similares pero con ondas curvas de menor profundidad, y ratio celular 3–6:1, en *Marattia laxa* (Fig. 2G, H).
- Epifilos con ondas curvas profundas casi uniformes, y ratio celular 2:1; hipofilos con ondas curvas muy irregulares, profundas, y ratio celular 3–6:1, en *Marattia weinmanniifolia* (Fig. 3A, B).
- Epifilos con ondas curvas irregulares y en general profundas, ratio celular 3:1; hipofilos con ondas regulares y someras, ratio celular 3–4:1, en *Marattia interposita* (Fig. 3C, D).
- Epifilos e hipofilos muy similares entre si, con ondas curvas irregulares y profundas, y ratio celular 2–3:1, en ambos, en *Marattia laevis* (Fig. 3E, F).

ESTOMAS (FIG. 1)

El estoma maratiáceo, difundido en toda la familia, tiene contorno elíptico y es 2–3 veces más largo que ancho; las células oclusivas están sobrelevadas por encima de las epidérmicas adyacentes y tienen las paredes externas engrosadas. La membrana cuticular gruesa y pectinada de la pared externa de las oclusivas está reducida o desaparece en los polos, formando dos

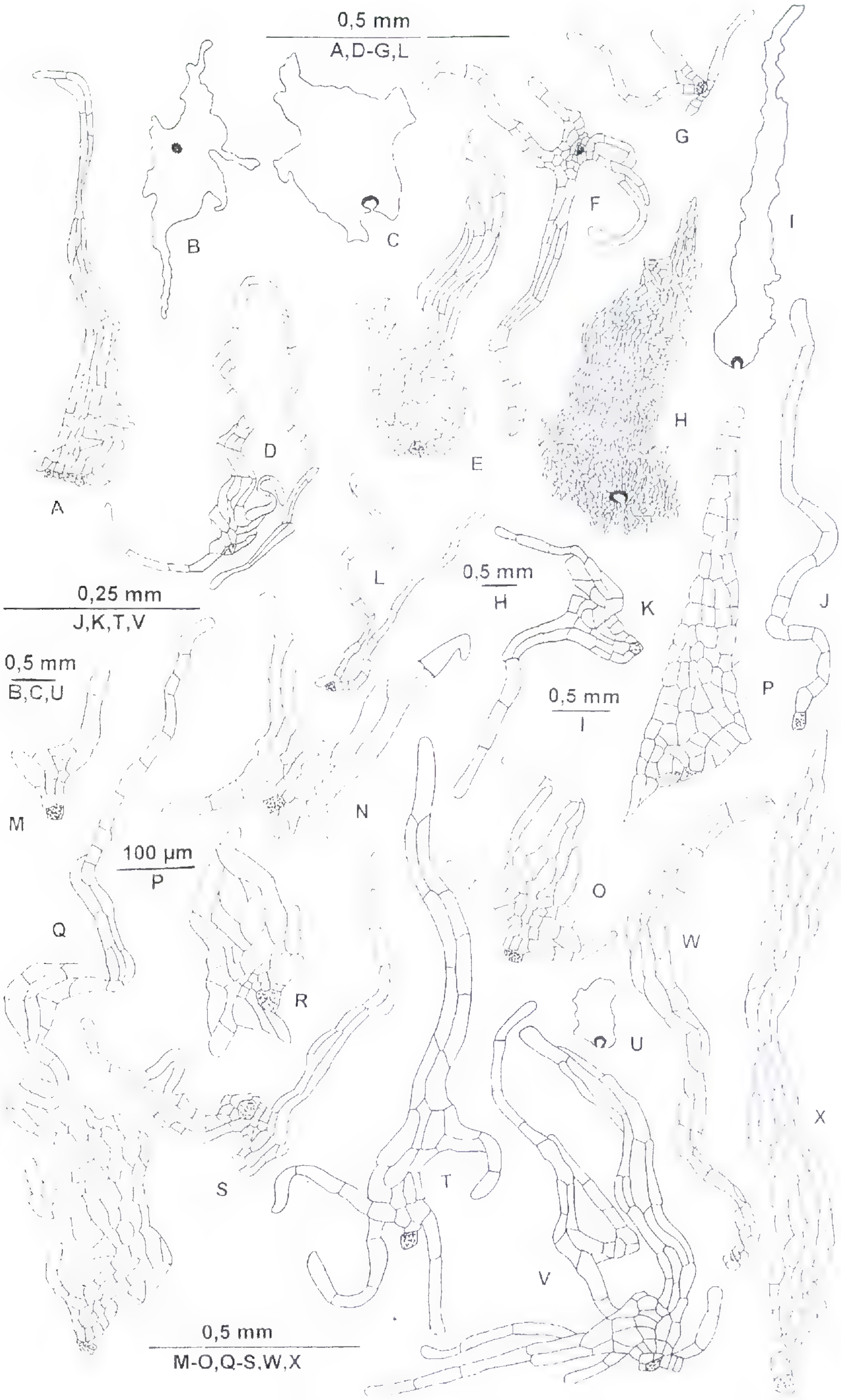

Figura 1. A–X. Indumento de raquis, costas, cóstulas, venas secundarias y superficie de la lámina en especies de *Marattia*. A–D. *M. interposita*. —A–C. Protoscamas pluricelulares. —D. Protoscama paucicelular. E–G. *M. excavata*. —E. Protoscama pluricelular. —F. Protoscama paucicelular. —G. Tricoma. H–K. *M. alata*. —H, I. Protoscamas pluricelulares. —J. Tricoma. —K. Protoscama paucicelular. —L. *M. excavata*: tricoma. —M–O. *M. cicutifolia*: protoscamas pluricelulares. —P. *M. laevis*: aguijón. —Q. *M. laxa*: protoscama paucicelular. —R. *M. cicutifolia*: protoscama pluricelular. —S. *M. laxa*: protoscama paucicelular. T–V. *M. weinmanniifolia*. —T, V. Protoscamas laciniadas. —U. Protoscama pluricelular. —W. X. *M. laevis*: protoscamas acintadas. En negro: zona de inserción de protoscamas; sombreado: célula basal.

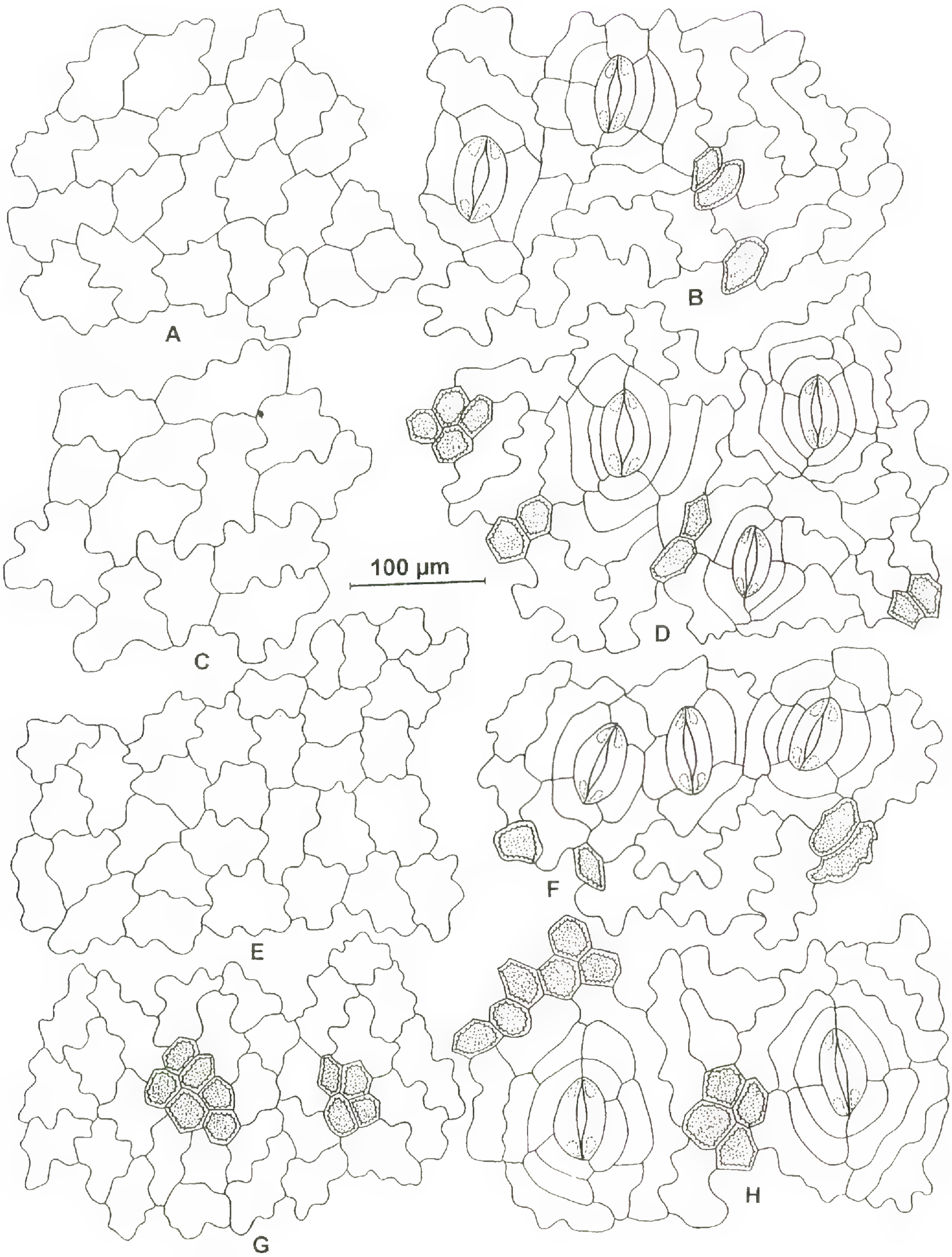

Figura 2. A–H. Modelos epidérmicos, estomas e idioblastos en especies de *Marattia*. —A–B. *M. cicutifolia*. —C–D. *M. excavata*. —E–F. *M. alata*. —G–H. *M. laxa*. A, C, E, G: superficie adaxial. B, D, F, H: superficie abaxial.

áreas deprimidas localizadas, con paredes primarias (Rolleri & Lavalle, 1997). El estoma está rodeado de 1–2 ciclos de anexas que determinan estomas adultos ciclocíticos con un ciclo interno bien delimitado, y un segundo ciclo en general incompleto o con más desarrollo de las anexas laterales que de las polares.

En *Marattia* las células oclusivas y las células anexas, en vista superficial y observadas con microscopio electrónico de barrido (MEB), pueden presentar filigranas, estrías o pliegues en la cutícula, tanto en especies neotropicales como paleotropicales (Rolleri & Lavalle, 1997).

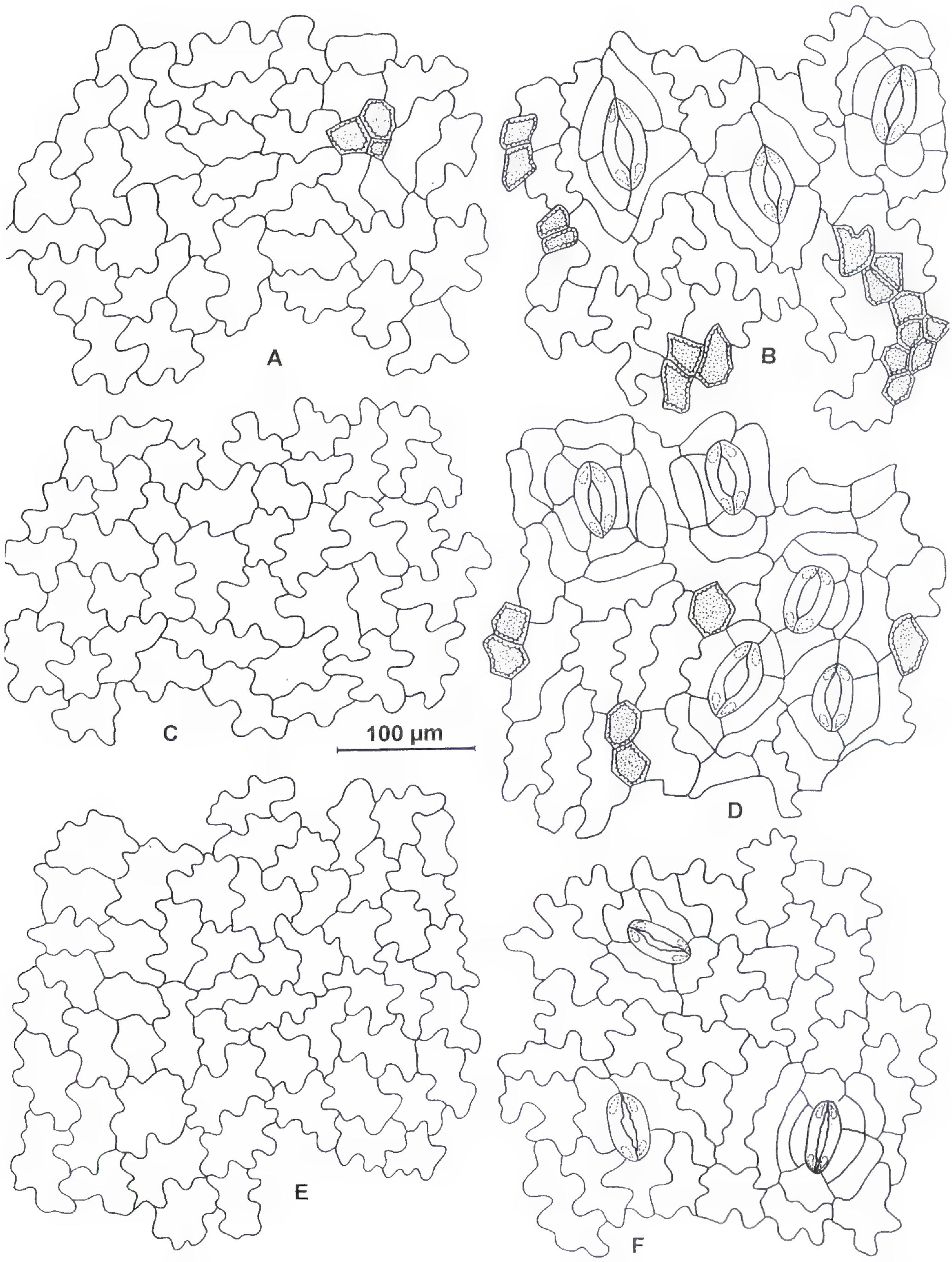

Figura 3. A–F. Modelos epidérmicos, estomas e idioblastos en especies de *Marattia*. —A–B. *M. weinmanniifolia*. —C–D. *M. interposita*. —E–F. *M. laevis*. A, C, E: superficie adaxial. B, D, F: superficie abaxial.

En las especies neotropicales de *Marattia*, en vista superficial, las áreas sobrelevadas, las piezas polares y el borde epidérmico de las oclusivas tienen una marcada concentración de pectinas entre la pared celulósica y la cutícula mientras que las áreas deprimidas son exclusivamente celulósicas.

El borde epidérmico de las oclusivas puede estar uniformemente engrosado de polo a polo del estoma (Fig. 4E, F, K); estar o no engrosado (Fig. 4B, C, I); o carecer de engrosamientos (Fig. 4A, J). En *Marattia cicutifolia* (Fig. 4C) el engrosamiento epidérmico puede limitarse solamente a la parte curva de la pared

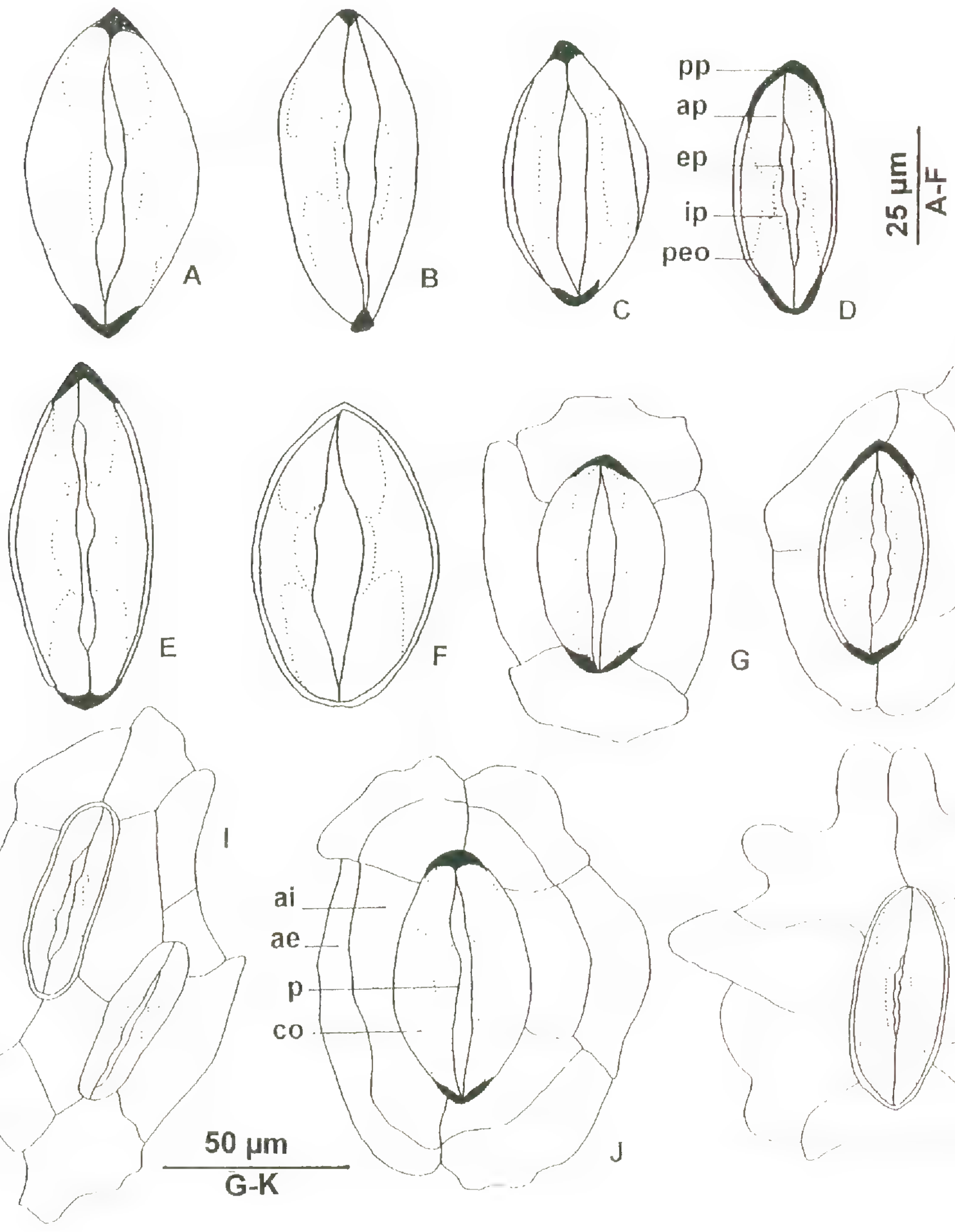

Figura 4. A–K. Caracteres de las células oclusivas y tipos de estomas adultos en especies de *Marattia*. —A. *M. laxa*. —B–C. *M. cicutifolia*. —D. *M. alata*. —E. *M. excavata*. —F. *M. weinmanniifolia*. —G. *M. cicutifolia*: estoma tetracítico. —H. *M. interposita*: estoma estaurocítico. —I. *M. alata*: estomas actinocíticos contiguos. —J. *M. laxa*: estoma ciclocítico. —K. *M. laevis*: estoma anisocítico. Las abreviaturas son: ae, anexas del ciclo externo; ai, anexas del ciclo interno; ap, área polar deprimida; co, célula oclusiva; ep, reborde externo del poro; ip, reborde interno del poro; p, poro; peo, pared epidérmica de la oclusiva; pp, pieza polar.

epidérmica de las células oclusivas, adelgazándose luego en el tramo cercano a las piezas polares.

Las piezas polares son frecuentes y aparecen en forma de cuña triangular (Fig. 4A, C) y en forma de "T" (Fig. 4D, E, H). Faltan en *Marattia laevis* (Fig. 4K) y *M. weinmanniifolia* (Fig. 4F). Los poros son de tamaño normal, de aproximadamente 1/3 de la longitud total del estoma en *M. laevis* (Fig. 4K), mientras que en las especies restantes los poros son muy grandes con una apertura que se extiende de polo a polo, haciendo contacto o no con una pieza polar (Fig. 4A, B, F, G). En *M. excavata* (Fig. 4E) el poro elíptico contacta externamente en dos puntos ("tri-aperturado"). En *M. alata* (Fig. 4D), *M. interposita* (Fig. 4H) y *M. laevis* (Fig. 4K) los bordes del poro son crenados u ondulados siendo lisos en las restantes especies.

Marattia, como otras Marattiaceae, presenta una cierta variedad de estomas ciclocíticos: actinocíticos (Figs. 3B, D, 4I), tetracíticos (Figs. 2B, F, 3D, 4G), estaurocíticos (Figs. 2H, 3B, D, 4H), anisocíticos característicos de *M. laevis* (Figs. 3F, 4K) y esporádicamente ciclocíticos típicos con dos ciclos completos de anexas (Figs. 2H, 4J).

El patrón cíclico de las anexas puede mostrar ciertas anomalías, como los estomas contiguos, relativamente frecuentes en *Marattia alata* (Fig. 4I),

Tabla 1. Tabla de dimensiones y densidades estómaticas en las especies neotropicales (n) y paleotropicales (p) de *Marattia*. Para cada especie se midieron 50 estomas; se estimaron las densidades de 50 hojas.

Especies	Largo × ancho en µm*	Densidad en número de estomas/ 0.25 mm² de superficie*	Densidad en número de estomas/mm² de superficie*
M. alata n	(42) 53 (67) × (34) 23 (17)	(8) 17 (30)	(32) 68 (120)
M. cicutifolia n	(62) 50 (39) × (44) 25 (17)	(2) 6 (15)	(8) 24 (60)
M. excavata n	(64) 59 (55) × (31) 28 (23)	(4) 9 (20)	(16) 36 (80)
M. fraxinea p	(36) 42 (48) × (22) 25 (30)	(7) 12 (17)	(28) 48 (68)
M. interposita n	(67) 55 (47) × (34) 28 (22)	(5) 13 (25)	(20) 52 (100)
M. laevis n	(64) 53 (33) × (28) 23 (19)	(4) 14 (21)	(32) 56 (92)
M. laxa n	(69) 58 (44) × (39) 31 (25)	(7) 11 (19)	(28) 44 (76)
M. obesa p	(37) 44 (47) × (23) 27 (31)	(5) 8 (12)	(20) 32 (48)
M. salicina p	(39) 43 (48) × (27) 29 (31)	(9) 14 (17)	(36) 56 (68)
M. smithii p	(36) 41 (45) × (22) 27 (30)	(13) 15 (21)	(52) 60 (84)
M. weinmanniifolia n	(72) 59 (48) × (41) 30 (17)	(7) 15 (23)	(28) 60 (92)
M. werneri p	(60) 48 (37) × (33) 22 (16)	(11) 14 (18)	(44) 56 (72)

* (mínimo) medio (máximo).

M. interposita y *M. laevis*; también se han observado con menor frecuencia estomas adyacentes.

Las dimensiones de los estomas varían ligeramente de una especie a otra y tienen aproximadamente 50–59 µm de largo por 23–31 µm de ancho. La densidad estomática promedio va desde 24 estomas/mm² en *Marattia cicutifolia* hasta 68 estomas/mm² en *M. alata*. El rango de variación es similar en las especies neotropicales y en la mayoría de las paleotropicales del género (Tabla 1).

IDIOBLASTOS (FIGS. 2, 3)

Tres géneros del orden Marattiales: *Angiopteris*, *Archangiopteris* y *Marattia* presentan sílice en forma de ópalo A en idioblastos epidérmicos (Rolleri et al., 2001b). En *M. douglasii* C. Presl (Baker), *M. fraxinea* Sm., *M. obesa*, *M. salicina* Sm., *M. smithii* Kuhn, *M. silvatica* y *M. werneri* Ros. (especies paleotropicales) predominan los idioblastos aislados o en grupos pequeños (Rolleri et al., 2001a).

Todas las especies neotropicales de *Marattia* con excepción de *M. laevis* (Fig. 3F) presentan idioblastos de ópalo en la epidermis. Son abaxiales y adaxiales en *M. laxa* (Fig. 2G, H) y *M. weinmanniifolia* (Fig. 3A, B) y exclusivamente abaxiales en las demás especies. Los idioblastos aparecen aislados o en grupos de 2 en *M. alata* (Fig. 2F), *M. cicutifolia* (Fig. 2B) y *M. interposita* (Fig. 3D); en grupos de 2–3(5) idioblastos en *M. excavata* (Fig. 2D); y formando además masas de hasta 9–10 idioblastos en *M. laxa* (Fig. 2H) y *M. weinmanniifolia* (Fig. 3B).

En las especies neotropicales los idioblastos suelen ser más pequeños que los estomas, circulares o poligonales, mientras que son iguales o más grandes que un estoma en la mayoría de las especies paleotropicales, observandose contornos circulares en *Marattia obesa*, poligonales en *M. salicina* e irregulares en *M. silvatica* (Rolleri et al., 2001a).

La densidad de los idioblastos es alta en *Marattia alata*, *M. excavata* y *M. laxa*; media en *M. interposita* y *M. weinmanniifolia*; y baja en *M. cicutifolia* donde hay extensas áreas de epidermis sin idioblastos.

CLAVE DE LAS ESPECIES NEOTROPICALES DEL GÉNERO *MARATTIA*

1. Láminas 2-pinnadas; pínnulas insertas en la costa a distancias similares y constantes . . . . . (2)
1. Láminas 3–4-pinnadas; pínnulas insertas en la costa a distancias acrópetamente decrecientes . . . (3)

2(1). Pínnula terminal de mayor tamaño que las laterales; venas subhorizontales, bifurcadas dos veces predominantes, escasas geminadas; sinangios intramarginales con receptáculos planos, no sobrelevados; ópalos abundantes en epifilos e hipofilos, en grupos de 2–3(9); células del epifilo e hipofilo con ondas curvas irregulares, profundas y someras en epifilos, poco profundas en hipofilos; 11 estomas/mm²; tricomas presentes, protoscamas paucicelulares ramificadas con brazos largos . . . . . *Marattia laxa*

2. Pínnula terminal igual que las laterales; venas oblicuas, geminadas predominantes, escasas bifurcadas; sinangios supramediales con receptáculos hiperdesarrollados cortos; ópalos escasos, sólo en hipofilo, aislados o en grupos de 2; células del epifilo con ondas angulosas uniformes y de escasa profundidad; células del hipofilo con ondas curvas irregulares y profundas; 24 estomas/mm²; tricomas ausentes, protoscamas pluricelulares irregulares con brazos cortos . . . *Marattia cicutifolia*

3(1). Venas exclusivamente simples o simples con escasas bifurcadas. Células del epifilo e hipofilo sólo con ondas curvas. Opalos presentes . . . . . (4)

3. Venas exclusivamente bifurcadas. Células del epifilo e hipofilo con ondas curvas o de otro tipo. Ópalos presentes o ausentes . . . . . (5)

4(3). Venas simples predominantes, escasas bifurcadas, nítidas; células del epifilo isodiamétricas (ratio celular = 1:1), con ondas curvas uniformes y poco profundas; ópalos, solo en hipofilo,

solitarios o en grupos de 2; estomas con piezas polares en forma de "T", bordes del poro crenados u ondulados; protoescamas paucicelulares escasamente ramificadas; sinangios intramarginales . . . . . *Marattia alata*

1. Venas exclusivamente simples, poco nítidas; células del epifilo más largas que anchas (ratio celular = 2:1), con ondas curvas uniformes y profundas; ópalos en epifilo e hipofilo, en grupos de 2–3(9); estomas sin piezas polares, bordes del poro lisos; protoescamas paucicelulares laciniadas; sinangios supramediales . . *Marattia weinmanniifolia*

5(3). Células del epifilo e hipofilo similares, sólo con ondas curvas profundas e irregulares; ópalos ausentes; estomas con poros de aproximadamente 1/3 de la longitud total del estoma y sin piezas polares; acúleos presentes sobre costúlulas; protoescamas acintadas, tricomas ausentes; sinangios supramediales con receptáculos hiperdesarrollados largos (pedicelos) . . . . . *Marattia laevis*

5. Células del epifilo e hipofilo distintas, con ondas curvas o de otro tipo; ópalos presentes, sólo en hipofilo; estomas con poros que se extienden casi de polo a polo y con piezas polares en forma de "T"; acúleos ausentes; protoescamas fimbriadas no acintadas, tricomas ramificados; sinangios intramarginales con receptáculos normales, no hiperdesarrollados . . . . . (6)

6(5). Pínnulas con ápice representado por un segmento inciso casi indiviso; pinnúlulas oblanceoladas con ápices obtusos; células del epifilo grandes con ondas curvas, subangulares o cuadrangulares; ópalos en grupos de 2–3(5); 36 estomas/mm², con poro interno triaperturado . . . *Marattia excavata*

6. Pínnulas con ápice representado por una pinnúlula terminal entera; pinnúlulas lanceoladas algo falcadas con ápices agudos; células del epifilo pequeñas sólo con ondas curvas; ópalos solitarios o en grupos de 2; 52 estomas/mm², con poro interno crenado . . . . . *Marattia interposita*

Conclusiones

• El conjunto de caracteres formado por el modelo epidérmico de epifilo e hipofilo, el tipo de estoma asociado, la densidad estomática, la presencia, agrupamiento y localización de los idioblastos constituye un rasgo diagnóstico específico.

• Las epidermis presentan modelos sinuosos distantes, formados por células con paredes uniformemente delgadas en las especies neotropicales y con engrosamientos locales en las sinuosidades en especies paleotropicales. Los modelos poligonales están ausentes en las especies neotropicales y sólo se presentan en *Marattia salicina* (paleotropical).

• Las especies neotropicales de *Marattia* presentan estomas maratiáceos ciclocíticos con poros elípticos muy grandes, con excepción de *M. laevis*; engrosamientos variables de la pared epidérmica de las células oclusivas, ausentes en *M. laxa*; y piezas polares en forma de "T" o "de cuña triangular" no presentes en *M. laevis* y *M. weinmanniifolia*. Los tipos estomáticos más frecuentes son los actinocíticos, tetracíticos y estaurocíticos; el anisocítico es característico de *M. laevis*. Las dimensiones de los estomas son similares en especies neotropicales y paleotropicales mientras que las densidades estomáticas son variables.

• Los idioblastos contienen ópalo A y están presentes en todas las especies de *Marattia* con excepción de *M. laevis*. Son exclusivamente hipofílicos en la mayoría de las especies y también epifílicos en *M. laxa*, *M. weinmanniifolia* y *M. obesa* (paleotrópico). *Marattia* se distingue por los idioblastos solitarios o reunidos en grupos pequeños mientras que *Angiopteris* y *Archangiopteris* pueden desarrollar extensas áreas de idioblastos.

• El indumento es demasiado uniforme para considerarlo un rasgo diagnóstico específico, si bien hay especies que se destacan por su indumento: *Marattia cicutifolia*, por sus protoescamas con cuerpos desarrollados y poco ramificados, semejantes a las protoescamas de *Angiopteris* (Rolleri, 2002); y *M. laevis* por sus protoescamas acintadas y sus acúleos o aguijones hipofílicos sobre costúlulas y venas secundarias. El resto de las especies presenta tricomas, protoescamas paucicelulares o pluricelulares con cuerpo muy dividido.

Literatura Citada

Campbell, D. H. 1940. Evolution of the Land Plants (Embryophyta). Stanford Univ. Press, Palo Alto, California.

Camus, J. M. & B. Pérez García. 1995. Marattiaceae. Pp. 48–51 *en* G. Davidse, M. Sousa, S. & S. Knapp (editores generales), Flora Mesoamericana, Vol. 1. Psilotaceae a Salviniaceae. Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.; Missouri Botanical Garden, St. Louis; The Natural History Museum, London.

Christensen, C. 1938. Filicinae. Pp. 527–528 *en* F. Verdoorn (editor), Manual of Pteridology. Martinius Nijhoff, The Hague.

Copeland, E. B. 1947. Genera Filicum. Chronica Botanica, Waltham, Massachusetts.

Domin, K. 1929. The Pteridophyta of the Island of Dominica. Grégr & Son, Praha.

Font Quer, P. 1982. Diccionario de Botánica. Editorial Labor, Barcelona.

Gurr, E. 1965. The Rational Use of Dyes in Biology. Leonard Hill, London.

Hill, C. R. & J. M. Camus. 1986. Evolutionary cladistics of marattialean ferns. Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Bot. 14: 219–300.

Holmgren, P. K., N. H. Holmgren & L. Barnett. 1990. Index Herbariorum, Part I, Herbaria of the World, ed. 8. New York Botanical Garden, Bronx, New York.

Lavalle, M. C. 2003. Taxonomía de las especies neotropicales de *Marattia* Sw. (Marattiaceae). Darwiniana 41(1–4): 61–86.

———. 2005. Arquitectura foliar y otros caracteres del esporófito en especies neotropicales de *Marattia* Sw. (Marattiaceae–Pteridophyta). Acta Bot. Malac. 30: 11–30.

——— & P. Stampella. 2004. Tres especies paleotropicales endémicas del género *Marattia* Sw. Revista Mus. La Plata, Secc. Bot. 17(118): 1–12.

Lellinger, D. B. 1989. The ferns and ferns-allies of Costa Rica, Panamá, and the Chocó (Part I: Psilotaceae through Dicksoniaceae). Pteridologia 2A: 82–90.

———. 2002. A Modern Multilingual Glossary of Taxonomic Pteridology. Pteridologia 3: 1–146.

Mengascini, A. 2002. Caracteres diagnósticos en 5 especies de *Archangiopteris* Christ & Giesenh. Revista Mus. La Plata, Secc. Bot. 15(115): 3–22.

Mickel, J. T. & J. M. Beitel. 1988. Pteridophyte flora of Oaxaca, México. Mem. New York Bot. Gard. 46: 1–568.

Pichi Sermolli, R. E. G. 1977. Tentamen Pteridophytorum genera in taxonomicum ordinem redigendi. Webbia 31(2): 313–512.

Proctor, G. R. 1985. Ferns of Jamaica. British Museum (Natural History), London.

———. 1989. Ferns of Puerto Rico and the Virgin Islands. Mem. New York Bot. Gard. 53.

Rolleri, C. 1993. Revision of genus *Christensenia*. Amer. Fern J. 83: 3–19.

———. 2002. Caracteres diagnósticos y taxonomía en el género *Angiopteris* Hoffm. (Marattiaceae Bercht. & J. S. Presl): I, Los caracteres. Revista Mus. La Plata, Secc. Bot. 15(115): 23–49.

———. 2004. Revisión del género *Danaea* J. E. Smith (Marattiaceae). Darwiniana 41(1–4): 61–86.

——— & A. Deferrari. 1986. Modelos epidérmicos y otros caracteres foliares en la sistemática y ecología de especies de *Lycopodium* L. Sección *Crassistachys* Herter. Revista Mus. La Plata, n.s., Bot. 14(91): 65–87.

——— & M. Lavalle. 1997. Análisis con MEB y MO de caracteres epidérmicos foliares en Marattiaceae. Revista Mus. La Plata, n.s., Bot. 14(108): 433–456.

———, A. Deferrari & M. Cicciarelli. 1987. Epidermis y estomatogénesis en Marattiaceae (Marattiales–Eusporangiopsida). Revista Mus. La Plata, n.s., Bot. 14(94): 129–147.

———, ——— & M. Lavalle. 1991. Epidermal morphology of the pinnae of *Angiopteris*, *Danaea* and *Marattia*. Amer. Fern J. 81: 44–62.

———, M. Lavalle, A. Mengascini & M. Rodríguez. 2001a. El género *Marattia* Sw. (Marattiales, Marattiaceae) en el paleotrópico. Candollea 56(1): 97–113.

———, ———, ——— & ———. 2001b [2003]. Idioblastos de ópalo en helechos maratiáceos. Physis (Buenos Aires) 59(136–137): 13–22.

———, ———, ——— & ———. 2003. Sistemática de los helechos maratiáceos. Revista Mus. La Plata, Secc. Bot. 15(115): 23–49.

Selnem, V. 1967. Maratiáceas. Pp. 1–9 *en* R. Reitz (editor), Flora Ilustrada Catarinense. Herbario Barbosa Rodrígues, Itajaí.

Smith, A. R. 1995. Marattiaceae. Pp. 206–209 *en* P. E. Berry, B. K. Holst & K. Yatskievych (editors), Flora of the Venezuelan Guayana, Vol. 2. Missouri Botanical Garden, St. Louis; Timber Press, Portland.

Stolze, R. G. 1976. Ferns and Fern Allies of Guatemala, Part I. Fieldiana, Bot. 39: 1–21.

Tryon, R. M., Jr & R. G. Stolze. 1989. Pteridophyta of Peru I. Fieldiana, Bot. n.s. 20: 1–145.

Tuomisto, H. & R. C. Moran. 2001. Marattiaceae. Pp. 23–68 *en* G. Harling & L. Andersson (editores), Flora of Ecuador 66. Univ. Göteborg; Riksmuseum, Stockholm.

Underwood, L. M. 1909. Marattiaceae. *En* N. Britton, W. Murrill & J. Barnhart (editores). N. Amer, Fl. 16(1): 17–23.

Wilkinson, H. P. 1979. The plant surface (mainly leaf). Pp. 97–165 *en* C. R. Metcalf & L. Chalk (editores), Anatomy of the Dicotyledons. Oxford Univ. Press, London.